

L'ÉCOCLINE SUBALPIN-ALPIN: APPROCHE PAR LES BRYOPHYTES

par Patricia Geissler¹ & Caterina Velluti^{1,2}

ABSTRACT

The subalpine-alpine ecocline: approach with bryophytes.

The diversity and the reproduction biology of bryophytes are studied on the two transects of the project "Ecocline" in Belalp and the Val d'Arpette (Valais, Switzerland). In total, 232 taxa were recorded, that is almost a quarter of the bryophytes in Switzerland. The evaluation of the specific diversity with altitudinal sections of 100 m shows a reduction in the number of species with increasing elevation. This decrease appears, however, to be also dependent of the diversity of favourable sites available. With increasing elevation, there is also a diminution of the possibilities of sexual reproduction.

ZUSAMMENFASSUNG

Moose in der subalpin-alpinen Ökokline

Diversität und Reproduktionsbiologie der Moose wurden in den beiden Transekten auf Belalp und Val d'Arpette (Wallis, Schweiz) im Projekt «Ökokline» untersucht. 232 verschiedene Taxa konnten festgestellt werden, was fast einem Viertel der in der Schweiz vorkommenden Arten entspricht. Der Vergleich der Artenzahlen, welche in jeder Stufe von 100 Höhenmetern ermittelt wurden, zeigt eine deutliche Abnahme mit der Höhe. Diese hängt aber auch mit der Abnahme der Standorte, die für die Besiedelung von Moosen günstig ist, zusammen. Ebenso verringert sich auch die Fähigkeit zur geschlechtlichen Vermehrung.

LA PARTICULARITE DES BRYOPHYTES

Pourquoi une recherche sur les changements environnementaux dans l'écocline subalpin-alpin inclut-elle l'étude des bryophytes, un groupe de petites plantes vertes qui passe souvent inaperçu pour le promeneur,

¹ Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Case postale 60, CH-1292 Chambésy.

² Istituto di Botanica, Via S. Epifanio 14, I-27100 Pavia.

le naturaliste voire même le chercheur scientifique? La tendance générale dans la description de l'environnement est d'utiliser les organismes les plus marquants. De ce fait, la végétation est souvent décrite à l'aide des espèces dominantes de plantes vasculaires, c'est-à-dire les arbres et, en leur absence, les arbustes ou les herbes fortement recouvrants. Or, de telles communautés végétales constituent des ensembles biotiques extrêmement complexes formés de divers constituants végétaux et animaux, où chaque groupe possède un comportement physiologique propre envers les facteurs environnementaux, notamment climatiques. De ce point de vue, les bryophytes se distinguent fondamentalement des plantes vasculaires. Ce sont en effet des organismes poïkilohydriques, ce qui signifie que leur hydratation est totalement dépendante du milieu ambiant, et donc qu'ils peuvent supporter une déshydratation quasi complète de leurs tissus lorsque le milieu s'assèche. Cette particularité physiologique laisse supposer que les bryophytes réagiront différemment des plantes vasculaires à un changement climatique. Cette hypothèse, liée à l'importance et à la diversité des bryophytes dans certains milieux subalpins et alpins, justifie pleinement de les inclure dans une évaluation de l'évolution de l'écocline subalpin-alpin, répondant ainsi à la question posée initialement. L'étude entreprise dans les deux sites du projet "Ecocline" (voir THEURILLAT & *al.*, 1997; ce Bulletin) de Belalp et du Val d'Arpette (Valais, Suisse) comprend trois volets:

- l'analyse de la diversité par rapport au microhabitat et en fonction de l'altitude;
- l'analyse du mode de reproduction en fonction de l'altitude;
- l'analyse de la sociologie des espèces présentes.

LA DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE

Au total, 178 espèces ont été recensées dans le transect du Val d'Arpette et 170 dans celui de Belalp, correspondant à 232 taxa, soit presque un quart de la flore suisse, ce qui est considérable par rapport à la surface concernée. En effet, la liste des espèces connues à ce jour pour la Suisse comprend 776 mousses et 252 hépatiques (URMI & *al.* 1992). Nous ne connaissons aucun inventaire aussi complet de la végétation muscinale subalpine supérieure et alpine. La plupart des espèces de notre inventaire ont leur centre de répartition dans les montagnes de l'hémisphère nord. Leur limite altitudinale inférieure ne descend à l'étage montagnard que dans les endroits particulièrement frais, et leur limite supérieure coïncide avec la limite de la végétation. Remarquons au pas-

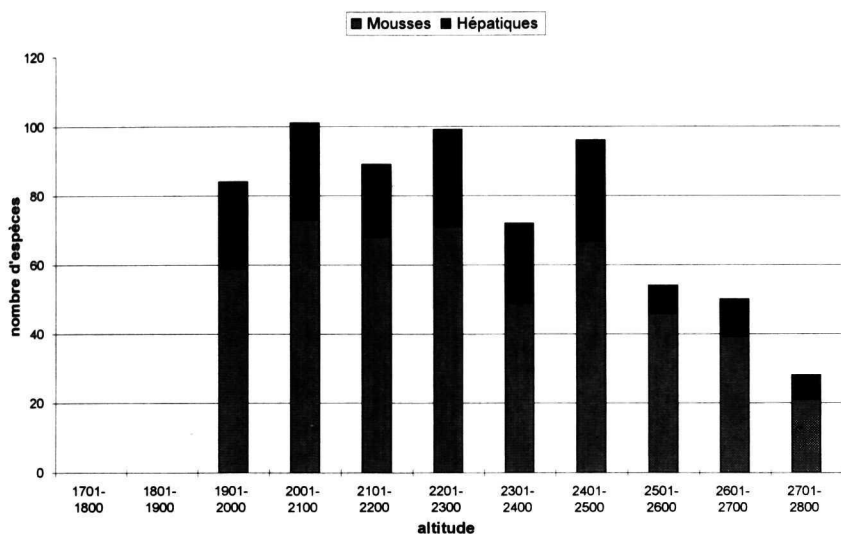


Figure 1. Nombre d'espèces de mousses et d'hépatiques par tranche altitudinale de 100 m à Belalp.

Number of species of mosses, liverworts and hornworts in altitudinal sections of 100 m in Belalp

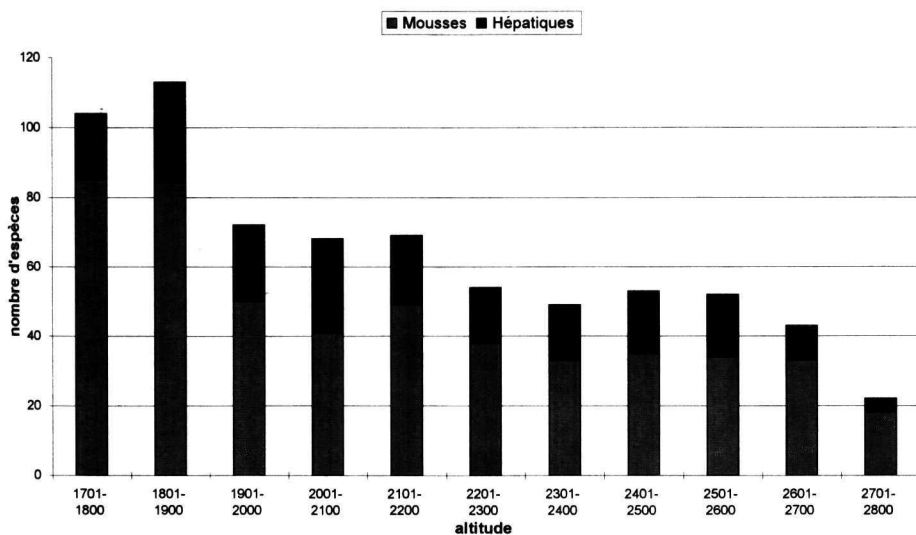


Figure 2. Nombre d'espèces de mousses et d'hépatiques par tranche altitudinale de 100 m au Val d'Arpette.

Number of species of mosses, liverworts and hornworts in altitudinal sections of 100 m in the Val d'Arpette.

sage que le record d'altitude des bryophytes dans les Alpes est detenu par une mousse, *Grimmia incurva* Schwägr., signalée à la Punta Gnifetti à 4559 m par VACCARI (1913).

Il faut mentionner ici que, par rapport aux plantes vasculaires, la détermination des bryophytes présente quelques obstacles supplémentaires. Si, sur le terrain, un oeil expert arrive encore à reconnaître le genre et, avec son expérience écologique et chorologique, parfois aussi l'espèce, un contrôle au microscope s'avère indispensable dans la plupart des cas, ce qui exige beaucoup de temps. Au total, ce sont donc des milliers d'échantillons qui ont été examinés. En plus, sur le plan taxinomique, si l'on dispose de révisions récentes de quelques genres, il reste encore toujours des genres importants à l'étage alpin qui sont mal connus. A cela s'ajoute le fait qu'il manque une flore moderne pour l'Europe centrale avec des clés actualisées.

L'analyse de la diversité en fonction de l'altitude a été réalisée par tranches altitudinales de 100 m de dénivellation. Les figures 1 et 2 illustrent cette diversité, en séparant les mousses des hépatiques, les deux classes importantes de l'embranchement des bryophytes. Dans les deux sites, on observe une tendance générale à la diminution du nombre d'espèces avec l'altitude, mais de façon assez irrégulière. Il peut y avoir deux explications à cette irrégularité. Elle peut provenir d'une part de l'observation elle-même, qui n'a pas été conduite de manière égale partout, notamment pour des raisons d'accessibilité. D'autre part, la diversité en bryophytes est directement liée à la diversité des stations qui leur sont favorables. En raison de leur physiologie, il s'agit surtout d'endroits humides ou frais. Or, de tels endroits sont pratiquement absents sur le versant sud du Val d'Arpette entre 2300 et 2400 m (figure 2). Au contraire, la diversité plus grande de la tranche 2400-2500 m, et ceci surtout à Belalp (figure 1), s'explique par un effet de crête correspondant à une augmentation subite de microstations aux expositions multiples, offrant simultanément des niches protégées favorisant les espèces plutôt subalpines, et d'autres niches propices à l'installation des espèces des combes à neige ou des rochers alpins.

Ce résultat correspond à l'état actuel de nos connaissances. Ce point est important à mentionner par rapport à ce qui vient d'être dit à propos de la détermination des espèces et de la prospection. Il pourrait donc être encore modifié, notamment en trouvant des espèces supplémentaires dans des niches encore inexplorées.

LA REPRODUCTION SEXUÉE

La réussite de la reproduction sexuée est souvent considérée comme un signe de bien-être (fitness) en biologie. Chez les bryophytes, une grande partie des espèces pluriannuelles ne forment pas chaque année les organes sexuels (anthéridies et archégones) et, s'ils sont produits, ce n'est que par une petite partie de la population. Les espèces annuelles qui passent la saison défavorable à l'état de spore sont rarissimes à l'étage alpin, comme c'est également le cas parmi les plantes à fleur, mais dans ce cas à l'état de graine. Par contre, de nombreuses manières de reproduction asexuée sont connues: propagules, gemmules, bulbilles, bourgeons, rameaux et feuilles caduques.

Pourcentage d'espèces avec capsules ou propagules le long du gradient altitudinal (Arpette)

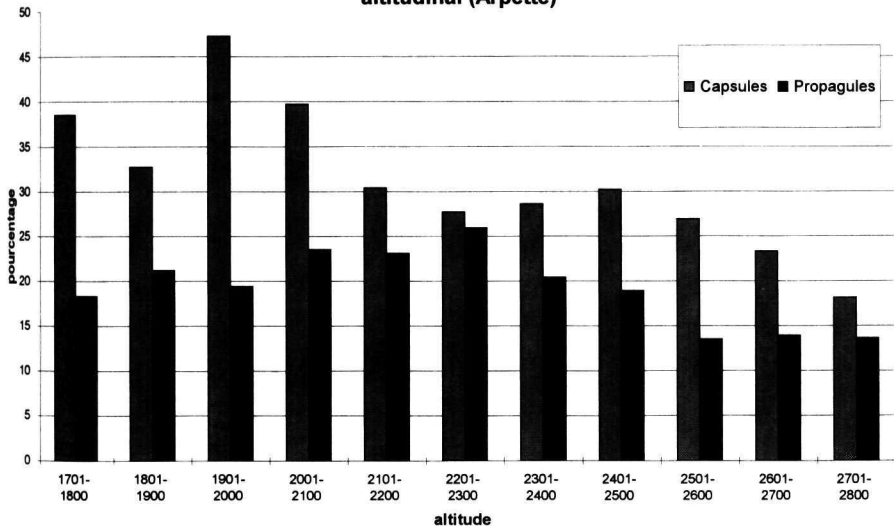


Figure 3. Pourcentage d'espèces avec capsules (reproduction sexuée) ou propagules (reproduction végétative) au Val d'Arpette par tranche altitudinale de 100 m. La différence par rapport à un total de 100% correspond aux cas où le mode de reproduction ne pouvait être observé sur les échantillons récoltés.

Percentage of species with capsules (sexual reproduction) or propagula (asexual reproduction) in the Val d'Arpette in altitudinal sections of 100 m. The difference to a total of 100% corresponds to cases where the reproduction mode could not be observed on the collected samples.

La biologie des populations de bryophytes alpins est encore très mal connue. Nous avons donc sélectionné quelques espèces pour suivre leur cycle de reproduction. Parmi elles, *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. est une espèce dioïque, fréquente sur les sols des forêts subalpines, qui monte dans les landes subalpines-alpines jusqu'au-dessus de 2500 m. D'après des études faites en Grande Bretagne (LONGTON & GREENE, 1969), la rareté des sporophytes en Angleterre méridionale est due à la rareté des populations mâles. Selon AMANN & *al.* (1918), cette espèce serait même toujours stérile à l'étage alpin. Dans les deux sites étudiés (VELLUTI & GEISSLER, 1996), nous avons découvert des populations fertiles jusqu'à 2200 m et, en haute altitude, les populations mâles deviennent effectivement rares. Les organes sexués sont formés au printemps (fin mai à 1800 m, début juillet à 2200 m), le développement du sporophyte se poursuit après fécondation durant l'été. La jeune capsule passe l'hiver sous la neige et mûrit le printemps prochain, relâchant ses spores au moment où une autre partie de la population produit la génération suivante d'organes sexués. Nous avons pu observer qu'à peu près un quart des espèces, voire davantage, a formé des sporogones pendant notre période de recherche, un pourcentage inférieur produisant des propagules spécialisées (figure 3). Le reste, soit la moitié ou plus des espèces, a été observé uniquement à l'état stérile. Pour mieux comprendre cette figure, il serait encore nécessaire de décomposer la barre montrant le pourcentage de reproduction sexuée (capsules) en classes de types biologiques, qui correspondent à des types de stratégies de survie définies, entre autre, en fonction de la fréquence de reproduction. La fréquence des différents types biologiques caractérise chaque milieu. Ainsi, la diminution du nombre d'espèces montrant une reproduction sexuée en dessous de 1900 m pourrait être expliquée par une plus grande proportion d'espèces aquatiques, des ruisseaux, des sources et des marais qui se reproduisent rarement, aussi bien sexuellement (capsules) que végétativement (propagules).

Notre travail n'est pas encore terminé, et nous espérons qu'avec les données de diversité et de phénologie récoltées, auxquelles viendront s'ajouter encore les résultats bryosociologiques, nous serons en mesure de répondre à l'hypothèse initiale d'une réaction particulière des bryophytes.

Remerciements

Les recherches sont effectuées grâce aux subsides du Fonds national de la Recherche scientifique que nous remercions (FNRS 5001-35343 et 5001-44604). Notre reconnaissance va également à Mme Annelise Dutoit, Jongny, pour la lecture critique et la révision linguistique du texte.

RÉSUMÉ

L'écocline subalpin-alpin: approche par les bryophytes.

La diversité et la biologie de la reproduction des bryophytes sont étudiées dans les deux transects de Belalp et du Val d'Arpette. Au total, 232 taxons ont été recensés, soit près du quart des bryophytes de la Suisse. L'évaluation de la diversité spécifique par tranche altitudinale de 100 m montre une diminution du nombre des espèces lorsque l'altitude augmente. Cette diminution apparaît cependant être également dépendante de la diversité des milieux favorables présents. Avec l'altitude, on observe aussi une diminution des possibilités de reproduction sexuelle.

Bibliographie

- AMANN, J., C. MEYLAN & P. CULMANN. 1918. *Flore des mousses de la Suisse*. II, Lausanne.
- LONGTON, R. E., & S. W. GREENE. 1969. Relationship between sex distribution and sporophyte production in *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. *Ann. Bot., London* 33: 107-126.
- THEURILLAT, J.-P., F. FELBER, P. GEISSLER, A. GUISAN & J.-M. GOBAT. 1997. Le projet "Ecocline" et le programme prioritaire "Environnement". *Bull. Murith.*: 114: 151-162.
- URMI, E. (ed.) 1992. *Liste Rouge. Les bryophytes menacées ou rares en Suisse*. OCFIM, Bern.
- VACCARI, L. 1913. Contributo alla briologia della Valle d'Aosta. *Nuovo Giorn. Bot. Ital.* 20: 417-496.
- VELLUTI, C. & P. G. GEISSLER. 1996. Preliminary results on the phenology of alpine bryophytes: *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. *Coll. Phytosoc.* 24: 771-77.

